

3. Rand D. M. The units of selection on mitochondrial DNA // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2001. Vol. 32. P. 415–448.
4. Воронова Н. В., Головенчик В. И., Буга С. В., Курченко В. П. Вариабельность структуры и нуклеотидного состава гена EF1a у тлей (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphidoidea) // *Труды БГУ.* 2013. Т. 8 : в 2 ч. Ч. 1. С. 183–192.
5. Benson D. A., Karsch-Mizrachi I., Clark K., Lipman D. J., Ostell J., Sayers E. W. GenBank [Electronic resource] // *Nucleic Acids Research.* 2008. Vol. 36. URL: http://nar.oxfordjournals.org/content/36/suppl_1/D25.full (date of access: 14.08.2014).
6. Лукашов В. В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М., 2009.

Поступила в редакцию 02.09.2014.

Виктория Ивановна Головенчик – студентка 4-го курса биологического факультета.

Нина Владимировна Воронова – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии.

Сергей Владимирович Буга – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии.

УДК 581.01

Д. Е. СТРЕЛЬЦОВА, Д. В. КОЛБАНОВ, Е. О. ЛЕГЕРОВА, И. И. ДОНСКАЯ, В. Н. ЖАБИНСКИЙ, П. В. ЧИКУН,
А. В. БАТУЛЕВ, С. А. ЧАЙКУН, А. И. СОКОЛИК, В. В. ДЕМИДЧИК

ЭПИКАСТАСТЕРОН АКТИВИРУЕТ КАЛЬЦИЙ-ПРОНИЦАЕМЫЕ КАТИОННЫЕ КАНАЛЫ И СТИМУЛИРУЕТ РОСТ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Изучены закономерности воздействия 24-эпикастастерона (предшественника brassinоида) на входящие трансмембранные токи ионов кальция, контролирующие рост растительной клетки, а также выявлено влияние данного вещества на образование корневой системы у высших растений. Данные реакции не были изучены ранее, они имеют большое значение для создания новых средств укоренения и повышения жизнеспособности посадочного материала. С использованием методики пэтч-кламп показано, что экзогенный 24-эпикастастерон активирует внутрь проводящие Ca^{2+} -проницаемые катионные каналы плазматической мембраны клеток корня пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Эпикастастерон-индуцируемая проводимость ингибировалась ионами гадолиния, обладала быстрой кинетикой активации и слабым выпрямлением при гиперполяризации, что типично для Ca^{2+} -проницаемых неселективных катионных каналов клеток корня высших растений. В ходе 300-дневного вегетационного эксперимента продемонстрировано, что обработка 24-эпикастастероном в 3 раза повышает вероятность формирования корневой системы у эксплантов плохуюкореняемого сорта туи западной (*Thuja occidentalis* L. Smagard). Полученные данные указывают на то, что 24-эпикастастерон способен активировать вход Ca^{2+} в клетки корня и обладает стимулирующим воздействием на формирование корней у высших растений.

Ключевые слова: brassinостероиды; эпикастастерон; ионные каналы; клеточная сигнализация; плазматическая мембрана; рост и развитие растений.

The effect of 24-epicastasterone on inwardly-directed transmembrane currents of Ca^{2+} and the formation of root system in higher plants has been determined. These reactions haven't been previously studied and have a great potential for practical use, for example they can be used for development of new plant growth stimulators and protectants. Experiments with patch-clamp technique showed that exogenous 24-epicastasterone activated inwardly-directed Ca^{2+} -permeable cation channels of wheat root plasma membrane (*Triticum aestivum* L.). It showed sensitivity to gadolinium ions, fast activation kinetics and slow rectification on hyperpolarization (typical for Ca^{2+} -permeable nonselective cation channels in plasma membranes of higher plants). Results of 300-day-long rooting test demonstrated that 24-epicastasterone increased the probability of root formation in shoot explants of *Thuja occidentalis* L. Smagard by about three times. Overall, the obtained data indicate that 24-epicastasterone can activate Ca^{2+} -influx system, which is probably responsible for stimulation of root growth and development.

Key words: brassinosteroids; epicastasterone; ion channels; cell signalling; plasma membrane; plant growth and development.

Браassinостероиды – группа гормонов растений стероидной природы, обладающих различными физиологическими функциями. Они регулируют рост пыльцевых трубок и корней, метаболизм этилена и ауксина, функционирование H^+ -АТФаз, дифференцировку ксилемы, экспрессию генов иммунитета и другие процессы в организме растения [1, 2]. Важнейшим с практической точки зрения эффектом brassinостероидов является усиление стрессоустойчивости. На основе этих фитогормонов, в частности brassinоида, 24-эпибрасиноида, 28-гомобрасиноида и 28-норбрасиноида, созданы препараты, повышающие иммунитет растений и способствующие их более высокой продуктивности [3]. В то же время другим эффектом brassinостероидов, имеющим потенциально высокое прикладное значение, является регуляция роста и развития растений. Расшифрованный в последние годы молекулярный механизм синергизма brassinостероидов и ауксинов [2] предполагает, что brassinостероиды потенциально могут стимулировать рост корней и формирование корневой системы.

В последние годы расшифровано содержание ранних стадий взаимодействия brassinостероидов с клетками высших растений [2]. В частности, продемонстрировано, что brassinостероиды способны запускать процессы клеточной сигнализации посредством воздействия на специализированный рецептор BRI1 на плазматической мембране [4, 5]. В результате в цитоплазме запускается каскад

реакций фосфорилирования, происходит ингибирование активности BIN2-киназы и стимуляция факторов транскрипции BES1 и BZR1, что может приводить как к прямым физиологическим эффектам, так и к изменению экспрессии brassinosteroid-отзывчивых генов [2, 6–8].

Несмотря на высокую фундаментальную и прикладную значимость brassinosteroidов, имеется крайне мало сведений о влиянии brassinosteroidов на ионно-канальные комплексы плазматических мембран растений, представляющих собой основные системы информационного и пластического обмена растительной клетки. Существуют данные, что brassinosteroidы повышают цитоплазматическую активность ионов Ca^{2+} в листьях *Arabidopsis thaliana*, что потенциально может быть связано с активацией Ca^{2+} -проницаемых катионных каналов [9]. Известно также, что гомобраassinolid и 28-гомокастастерон ингибируют анионные каналы и изменяют работу наружу выпрямляющих K^+ -каналов плазматической мембраны клеток суспензионной культуры *Arabidopsis thaliana* [10]. Эти данные указывают на то, что brassinosteroidы могут воздействовать на физиологические процессы посредством изменения свойств ионных каналов. Известно, что входящий поток Ca^{2+} через Ca^{2+} -проницаемые катионные каналы – важнейший фактор поддержания роста и установления полярности растительной клетки [11]. В связи с этим выявление характера воздействия brassinosteroidов на входящие Ca^{2+} -токи плазматической мембраны клеток корня высших растений представляет исключительный интерес с точки зрения биологии растений.

Brassinosteroidы представляют собой обширный класс веществ (выявлено более 60 структур данных гормонов) [12]. Лучше всего изучены физиологические функции brassinolidа и его производных. В последние годы появились работы, показывающие, что эпикастастерон, являющийся непосредственным биосинтетическим предшественником brassinolidа в клетке, также проявляет физиологическую активность [13]. Имеются данные, что у злаковых культур brassinolid не образуется и эпикастастерон выполняет роль основного brassinosteroidа [13]. В связи с этим изучение воздействия эпикастастерона на организм злаковых растений на клеточно-молекулярном уровне представляет значительный интерес.

Цель настоящей работы – установление закономерностей воздействия 24-эпикастастерона на входящие Ca^{2+} -токи в клетках корня пшеницы, а также выявление возможного стимулирующего влияния данного вещества на рост и укоренение вегетативных эксплантов высших растений, отличающихся низкой естественной укореняемостью. В этом случае в качестве модельной системы были взяты экспланты туи западной, которые без обработки фитогормонами демонстрируют укореняемость на уровне около 10 %.

Материалы и методы исследования

Подготовка растительного материала и 24-эпикастастерона. В качестве объектов исследования использовались 7–10-дневные проростки яровой пшеницы сорта белорусской селекции Василиса (*Triticum aestivum* L.) и экспланты плохуюкореняемого сорта туи западной (*Thuja occidentalis* L. Smagard). Семена пшеницы стерилизовали в 10 % растворе Domestos и проращивали на влажной фильтровальной бумаге в чашке Петри в течение суток. Предварительно пророщенные семена высаживались рулонным методом [14] в 20 % раствор Кнопа. Культивировали растения пшеницы в контролируемых условиях при помощи климатической камеры CLIMACELL 222 (BMT Medical Technology s. r. o., Чехия).

В случае туи западной были использованы нестерильные однолетние проросты или ростовые побеги из коллекции маточных растений УП «Щеmysлица» БГУ. Растения черенковали с 24 июня по 26 июля 2013 г. (600 черенков длиной 9–15 см). Было проанализировано формирование корневой системы в течение 300 сут. С маточных растений однолетние черенки (экспланты) обрывались с участком двухлетней древесины (так называемой пяткой) со средней части растения и подрезались секатором. Перед высадкой в грунт растения инкубировались в течение 24 ч в водном растворе, содержащем фитогормоны. Для этого 50–100 эксплантов погружались на 70–80 % длины в раствор, содержащий фитогормоны в заданной концентрации (таблица).

24-Эпикастастерон был синтезирован в лаборатории химии стероидов Института биоорганической химии НАН Беларуси. Он растворялся в 98 % этаноле в концентрации 0,2 ммоль/л, а далее разводился в водных растворах до уровня 1 мкмоль/л и использовался во всех опытах. Тестируемая концентрация была подобрана на основе данных о физиологической активности brassinosteroidов [1].

Выделение протопластов из корней пшеницы. Корни проростков пшеницы измельчались лезвием на фрагменты длиной около 2 мм в пластиковой чашке Петри, содержавшей ферментативный раствор следующего состава: 1 % целлюлаза Onozuka RS (Yakult Honsha, Япония), 1 % целлюлозин (CalBiochem, Великобритания), 0,1 % пектолиаза Y-23 (Yakult Honsha, Япония), 0,1 % бычий сывороточный альбумин (Sigma, США), 10 ммоль/л KCl, 10 ммоль/л CaCl_2 , 2 ммоль/л MgCl_2 , pH 5,7–6 (2 ммоль/л Мес и 1 ммоль/л Трис). Осмолярность доводилась до уровня 600 мосм/кг добавлением D-сорбита или D-маннита. После измельчения фрагменты корней, погруженные в ферментативный раствор, инкубировались в темноте при постоянном перемешивании на ротационном шейкере (около 100 об/мин)

при температуре 28 °С. Через 1,5 ч обработки ферментами ткани отжимались стеклянным шпателем, и инкубационный раствор, содержащий выделившиеся протопласты, отфильтровывался на нейлоновом сите с диаметром ячейки 30 мкм. При отжиме дебрис промывался раствором для хранения протопластов, содержащим 10 ммоль/л KCl, 10 ммоль/л CaCl₂, 2 ммоль/л MgCl₂, pH 5,7–6 (4 ммоль/л Mes и 2 ммоль/л Трис), 600 мосм/кг. Фильтрат центрифугировался 5 мин (500 g) для осаждения протопластов. Супернатант устранялся, протопласты ресуспендировались в новой порции раствора для хранения протопластов. Протопласты содержались на льду, сохраняя жизнеспособность на протяжении 4–6 ч. Диаметр используемых протопластов составлял 15–28 мкм.

Измерения при помощи техники пэтч-кламп. Для создания гигаомной изоляции между пэтч-пипеткой и плазматической мембраной протопласта использовался наружный раствор с высоким уровнем Ca²⁺: 20 ммоль/л CaCl₂, 0,3 ммоль/л KCl, pH 6 (2 ммоль/л Mes и 1 ммоль/л Трис). Контакт протопласта и пэтч-пипетки достигался при помощи создания импульса негативного давления в пипетке. Регистрация проводилась в конфигурации «целая клетка». Использовались общепринятые подходы к исследованию мембран растений при помощи техники пэтч-кламп [15]. Пэтч-пипетки изготавливались из мягкого боросиликатного стекла Kimax 51 (Kimble Products, Нидерланды) на полуроботизированном пуллере Narishige P-10 (Narishige, Япония). Пипеточный раствор содержал: 70 ммоль/л глюконата калия, 5 ммоль/л KCl, 100 нмоль/л Ca²⁺ (0,85 ммоль/л CaCl₂, 2 ммоль/л ЭГТА), pH 6 (2 ммоль/л Трис, 8 ммоль/л HCl). Он фильтровался при помощи бактериального фильтра с размером ячейки 0,2 мкм (Millipore, Великобритания). Использовался пэтч-кламп усилитель Dagan Cornerstone Series (Dagan Corporation, США), компьютеризированный многоканальный АЦП Digidata 1322A (Axon Instruments, США), управляемый пакетом программ Clampex 9.2 (Axon Instruments, США). Данные анализировались при помощи программы Clampfit 9.2 (Axon Instruments, США).

Основным протоколом фиксации напряжения являлась подача прямоугольных импульсов амплитудой от –180 до +120 мВ (шаг: 20 мВ) с уровня потенциала фиксации –80 мВ. Эксперименты проводились при 20–22 °С и постоянной перфузии наружного раствора. Осмотическое давление тестировалось при помощи осмометра Wescor 5100B (Wescor, США). Пэтч-пипетка позиционировалась в специальной тefлоновой проточной камере собственного изготовления при помощи микроманипулятора Huxley-Wall MP-85 (Sutter Instruments, США), раствор подавался помпой REGLO-CPF (IDEX, Швейцария). Использовался инвертированный микроскоп Axiovert 200 Carl Zeiss (Carl Zeiss, Германия) и антивибрационный стол Newport (Newport, Великобритания).

Статистическая обработка данных. Для обработки полученных результатов использовались стандартные методы вариационной статистики [16]. Основными статистическими характеристиками служили средняя арифметическая величина (\bar{X}) и ошибка средней величины ($S_{\bar{x}}$).

Результаты исследования и их обсуждение

Активация Ca²⁺-проводимости под действием 24-эпикастерона. Добавление в наружный раствор 24-эпикастерона в концентрации 1 мкмоль/л приводило к увеличению внутрь направленных токов через плазматическую мембрану протопластов, выделенных из клеток корня пшеницы (рис. 1).

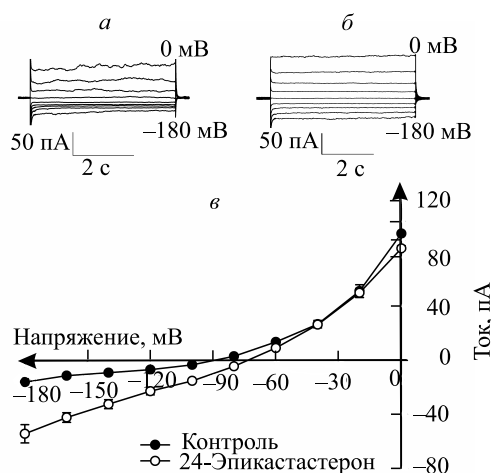


Рис. 1. Изменения токов через плазматическую мембрану клеток корня пшеницы в ответ на введение в среду 10^{-6} моль/л 24-эпикастерона: а – типичные токи в контрольных условиях; б – типичные токи при наличии в среде 10^{-6} моль/л 24-эпикастерона (2 мин); в – соответствующие вольт-амперные кривые, полученные для токов, зарегистрированных в а и б. Наружный раствор: 20 ммоль/л CaCl₂, 0,3 ммоль/л KCl, pH 6 (2 ммоль/л Mes и 1 ммоль/л Трис). Раствор пэтч-кламп пипетки: 70 ммоль/л глюконата калия, 5 ммоль/л KCl, 100 нмоль/л Ca²⁺ (0,85 ммоль/л CaCl₂, 2 ммоль/л ЭГТА), pH 6 (2 ммоль/л Трис, 8 ммоль/л HCl). Токи регистрировались при подаче прямоугольных импульсов напряжения от потенциала фиксации –80 мВ до 0 мВ, а затем равными шагами при более негативных значениях фиксируемого напряжения (до –180 мВ).

Вольт-амперные кривые были построены на основе значений токов в течение последних 0,3 с импульса ($n = 5$; $\bar{X} \pm S_{\bar{x}}$)

Проводимость плазматической мембраны, рассчитанная по ветви входящего тока, увеличивалась приблизительно в 2,6 раза. Добавление в наружный раствор ионов гадолиния ($GdCl_3$), являющихся блокаторами Ca^{2+} -проницаемых катионных каналов плазматических мембран клеток высших растений [17], практически полностью подавляло развитие активации под действием 24-эпикастерона (снижение эпикастерон-индуцируемой проводимости на $81 \pm 7,5$ %; $n = 4$; $X \pm Sx$). Примечательно, что активация под действием брассиностероидов не изменяла параметров конститутивных внутрь направленных Ca^{2+} -токов через неселективные катионные каналы. Это позволяет предположить, что брассиностероиды оказывают прямое стимулирующее воздействие на данную систему. Ранее было установлено, что потенциал-независимые, быстроактивирующиеся Ca^{2+} -проницаемые неселективные катионные каналы являются основной системой, катализирующей вход Ca^{2+} в клетки корня для нужд минерального питания [18]. Данные системы особенно активны в молодых растущих тканях и кончиках корневых волосков [11]. Их стимуляция может приводить к усилению ростовых процессов, в частности повышению скорости роста основного корня и удлинению корневых волосков.

Увеличение токов, вызываемое 24-эпикастероном, было заметно уже в течение 1–2 мин после введения данного вещества в наружный раствор. Такой быстрый эффект указывает на его индукцию с наружной стороны плазматической мембраны. Ранее была выявлена система, ответственная за первичный акт взаимодействия клетки с брассиностероидами [2]. Это обогащенная лейцином рецепторно-подобная киназа BRI1, способная к взаимодействию с брассиностероидами на наружной стороне плазматической мембраны [4–8]. Можно предположить, что обнаруженный в представленной работе эффект 24-эпикастерона запускался через каскад фосфорилирования, триггером которого является BRI1-рецептор.

Помимо обнаруженной активации Ca^{2+} -токов было выявлено смещение вольт-амперной кривой тока через плазматическую мембрану в сторону деполяризации (рис. 1, в), т. е. в направлении Ca^{2+} -равновесного потенциала. Для ионных активностей, использованных в работе, равновесный потенциал для Ca^{2+} (E_{Ca}) составлял 148,5 мВ (расчет был проведен с использованием программы Geoschem-EZ, www.plantmineralnutrition.net, США). Обнаруженное смещение потенциала реверсии свидетельствует об увеличении доли Ca^{2+} -проводимости в общей проводимости плазматической мембраны в тестируемых условиях. Схожие смещения вольт-амперных кривых были ранее отмечены для активаций различных типов Ca^{2+} -проводимостей, в частности индуцируемых активными формами кислорода, пуринами и аминокислотами [19].

Воздействие 24-эпикастерона на укоренение эксплантов туи западной. В ходе 300-дневного вегетационного эксперимента было продемонстрировано, что обработка 24-эпикастероном почти в 3 раза повышает вероятность формирования корневой системы у эксплантов плохуюкореняемого сорта туи западной (*Thuja occidentalis* L. Smagard) (см. таблицу). В контрольных опытах укоренение было обнаружено только у 12 % эксплантов туи, в то время как при обработке 24-эпикастероном оно составило 34 %. В результате обработки формировалась полноценная корневая система (рис. 2).



Рис. 2. Внешний вид растения туи западной, сформировавшего полноценную корневую систему, после укоренения в течение 300 сут. Экспланты туи были обработаны 10^{-6} моль/л 24-эпикастерона перед высадкой в грунт.

Неукоренившиеся растения погибли

Было проведено сравнение эффективности обработки 24-эпикастероном с другими фитогормонами, более известными как стимуляторы укоренения высших растений (см. таблицу).

**Влияние фитогормонов на укоренение эксплантов туи сорта *Thuja occidentalis* L. Smagard
(300 сут после посадки в грунт)**

Фитогормон	Количество высаженных черенков, шт.	Доля укоренившихся черенков, %
Контроль (H ₂ O)	50	12
1-Нафтилукусная кислота (25 мг/л)	100	36
Индоллил-3-уксусная кислота (25 мг/л)	100	36
Индоллил-3-масляная кислота (25 мг/л)	100	43
Коммерческий препарат на основе индоллил-3-масляной кислоты Ukorzeniacz AB (Польша)	100	14
Эпибрасинолид (10 ⁻⁶ моль/л)	50	30
Гомобрасинолид (10 ⁻⁶ моль/л)	50	24
Эпикастерон (10 ⁻⁶ моль/л)	50	34

Максимальный эффект наблюдался при обработке индоллил-3-масляной кислотой (43 %) – хорошо изученным стимулятором укоренения высших растений. Данное вещество часто используется в качестве активного ингредиента коммерческих препаратов – стимуляторов роста корневой системы (например, Ukorzeniacz AB, протестированного в настоящей работе). Примечательно, что эффект стимуляции укоренения, вызываемый 24-эпикастероном (34 %), был сравним по силе с эффектами двух других широко используемых стимуляторов укоренения из класса ауксинов, а именно 1-нафтилукусной и индоллил-3-уксусной кислоты (36 %). Немаловажным результатом было также то, что 24-эпикастерон превосходил другие протестированные брасиностероиды, в частности гомобрасинолид (24 %) и эпибрасинолид (30 %). Это указывает на потенциально высокую практическую значимость данного вещества как регулятора роста.

Рост корневой системы высших растений находится под контролем большого числа химических факторов [11, 15]. Важнейшими из них считаются ауксины и цитокинины. В то же время на клеточном уровне этот процесс стимулируется низкими pH, увеличением генерации активных форм кислорода и полярным входом Ca²⁺ [11]. Системы, продуцирующие активные формы кислорода, в частности, НАДФН-оксидазы, а также H⁺-АТФазы, понижающие pH апопласта, напрямую активируются повышением уровня Ca²⁺ в цитоплазме [15, 18]. Таким образом, обнаруженный в настоящей работе эффект воздействия брасиностероидов на рост корневой системы может быть частично объяснен увеличением входа Ca²⁺ вследствие активации Ca²⁺-проницаемых катионных каналов. Однако сохранение эффекта кратковременной обработки эпикастероном на протяжении 300 сут, вероятно, также связано с индукцией сложных программ развития и усиления иммунитета. Реакции, связанные с запуском программ экспрессии генов, были описаны ранее для некоторых брасиностероидов [8]. Вероятно, схожие процессы имеют место и в случае индукции укоренения у туи западной, обнаруженной в настоящем исследовании.

Таким образом, в результате проведенных опытов можно заключить, что 24-эпикастерон способен активировать систему входа Ca²⁺ в клетки корня высших растений, а именно Ca²⁺-проницаемые неселективные катионные каналы плазматической мембраны. Данный фитогормон также является мощным стимулятором образования корневой системы у плохоукореняемых растений, в частности древесных форм. Полученные данные могут иметь большое прикладное значение, так как свидетельствуют о высокой активности 24-эпикастерона как стимулятора укоренения.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Khrupach V., Zhabinskii V. N., DeGroot A. Brassinosteroids. A new class of plant hormones. San Diego, 1999. P. 456.
2. Clouse S. D. Brassinosteroid signal transduction: from receptor kinase activation to transcriptional networks regulating plant development // Plant cell. 2011. Vol. 23. P. 1219–1230.
3. Hayat S., Ahmad A. Brassinosteroids: a class of plant hormone. Dordrecht ; Heidelberg ; London ; New York, 2011. P. 460.
4. Shiu S. H., Karlowski W. M., Pan R., Tzeng Y. H., Mayer K. F., Li W. H. Comparative analysis of the receptor-like kinase family in Arabidopsis and rice // Plant cell. 2004. Vol. 16. P. 1220–1234.
5. Belkhadir Y., Chory J. Brassinosteroid signaling: a paradigm for steroid hormone signaling from the cell surface // Science. 2006. Vol. 314, № 5804. P. 1410–1411.

6. He J. X., Gendron J. M., Yang Y., Li J., Wang Z. Y. The GSK3-like kinase BIN2 phosphorylates and destabilizes BZR1, a positive regulator of the brassinosteroid signaling pathway in Arabidopsis // *Proceedings of the national academy of sciences of the USA*. 2002. Vol. 99. P. 10185–10190.
7. Wang Z.Y., Nakano T., Gendron J., He J., Chen M., Vafeados D., Yang Y., Fujioka S., Yoshida S., Asami T., Chory J. Nuclear-Localized BZR1 Mediates Brassinosteroid-Induced Growth and Feedback Suppression of Brassinosteroid Biosynthesis // *Developmental cell*. 2002. Vol. 2. P. 505–513.
8. Yu X., Li L., Zola J., Aluru M., Ye H., Foudree A., Guo H., Anderson S., Aluru S., Liu P., Rodermeel S., Yin Y. A brassinosteroid transcriptional network revealed by genome-wide identification of BES1 target genes in *Arabidopsis thaliana* // *Plant J*. 2011. Vol. 65. P. 634–646.
9. Zhao Y., Qi Z., Berkowitz G. A. Teaching an old hormone new tricks: cytosolic Ca^{2+} elevation involvement in plant brassinosteroid signal transduction cascades // *Plant physiology*. 2013. Vol. 163. P. 555–565.
10. Zhang Z., Ramirez J., Reboutier D., Brault M., Trouverie J., Pennarun A. M., Amiar Z., Biligui B., Galagovsky L., Rona J. P. Brassinosteroids regulate plasma membrane anion channels in addition to proton pumps during expansion of *Arabidopsis thaliana* cells // *Plant cell physiology*. 2005. Vol. 46. P. 1494–1504.
11. Foreman J., Demidchik V., Bothwell J. H. F., Mylona P., Miedema H., Torres M. A., Linstead P., Costa S., Brownlee C., Jones J. D. G., Davies J. M., Dolan L. Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth // *Nature*. 2003. Vol. 422. P. 442–446.
12. Bajguz A., Tretyn A. The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants // *Phytochemistry*. 2003. Vol. 62, № 7. P. 1027–1046.
13. Kim B. K., Fujioka S., Takatsuto S., Tsujimoto M., Choe S. Castasterone is a likely end product of brassinosteroid biosynthetic pathway in rice // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2008. Vol. 374. P. 614–619.
14. Журбицкий З. И. Теория и практика вегетационного метода. М., 1968. С. 245.
15. Demidchik V. Characterisation of root plasma membrane Ca^{2+} -permeable cation channels: techniques and basic concepts. Berlin; Heidelberg, 2012. P. 339–370.
16. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. 3-е изд., испр. Минск, 1973.
17. Demidchik V., Davenport R. J., Tester M. A. Nonselective cation channels in plants // *Ann. Rev. of Plant Biol.* 2002. Vol. 53. P. 67–107.
18. Demidchik V., Bowen H. C., Maathuis F. J. M., Shabala S. N., Tester M. A., White P. J., Davies J. M. *Arabidopsis thaliana* root nonselective cation channels mediate calcium uptake and are involved in growth // *Plant J*. 2002. Vol. 32. P. 799–808.
19. Demidchik V., Maathuis F. J. M. Physiological roles of nonselective cation channels in plants: from salt stress to signaling and development. Tansley review // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175. P. 387–405.

Поступила в редакцию 22.08.2014.

Дарья Евгеньевна Стрельцова – ассистент кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений.

Дмитрий Викторович Колбанов – заместитель директора УП «Щемяслица» БГУ.

Евгения Олеговна Легерова – студентка 5-го курса биологического факультета.

Илона Игоревна Донская – студентка 5-го курса биологического факультета.

Владимир Николаевич Жабинский – доктор химических наук, доцент, главный научный сотрудник Института биоорганической химии НАН Беларуси.

Полина Вацлавовна Чикун – студентка 4-го курса биологического факультета.

Андрей Викторович Батулев – магистрант кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений.

Сергей Анатольевич Чайкун – кандидат педагогических наук, директор УП «Щемяслица» БГУ.

Анатолий Иосифович Соколик – кандидат биологических наук, доцент кафедры клеточной биологии и биоинженерии растений.

Вадим Викторович Демидчик – доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой клеточной биологии и биоинженерии растений.